骆驼刺叶形态和荧光参数对光照的响应①

岳泽伟[1,2,3]，李成道[1,2,3]，李　磊[1,2,3]，李向义[1,2,3]，林丽莎[1,2,3]
（1. 中国科学院新疆生态与地理研究所，荒漠与绿洲生态国家重点实验室，新疆 乌鲁木齐　830011；
2. 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站，新疆 策勒　848300；3. 中国科学院大学，北京　100049）

摘　要：以塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲－荒漠过渡带防护林下的骆驼刺和自然光照下的骆驼刺为研究对象，研究不同光照环境下骆驼刺地上生物量分配、叶片形态特征、叶绿素含量以及叶绿素荧光动力学参数的变化。结果表明：与自然光照下相比，① 林下骆驼刺比叶面积较高，而叶片厚度和叶干物质含量较低，地上生物量分配存在显著差异，叶比重升高，同化枝比重降低；② 林下骆驼刺的叶绿素 a（Chl a）和叶绿素 b（Chl b）含量明显较高，叶绿素 a/b（Chl a/b）降低；③ 林下骆驼刺的最大荧光（F_m）、光系统Ⅱ（PSⅡ）潜在活性（F_v/F_o）、PSⅡ最大光化学效率（F_v/F_m）和单位面积反应中心的数量（RC/CS_o）均显著升高，而单位反应中心吸收的能量（ABS/RC）、捕获的能量（TR_o/RC）和耗散的能量（DI_o/RC）低于对照条件下的骆驼刺。在林荫环境下，除了通过改变骆驼刺地上生物量的分配、叶形态特征来响应光照环境的变化外，叶绿素 a/b（Chl a/b）比值的变化和 PSⅡ光化学效率的提高，反应中心数量的增加也是骆驼刺适应荫蔽环境的重要生理途径。形态和生理上更好的光资源利用和响应特点是骆驼刺适应弱光环境的主要方式。

关键词：骆驼刺；叶绿素荧光参数；叶形态；光照环境；防风固沙；策勒；新疆

光是植物进行光合作用的能量来源，是影响植物生长发育的重要环境因子[1]。在不同的光照强度下，叶片形态特征能够反映植物对不同生境的适应性策略[2]，进而影响植物的生长。植物通过增加叶面积指数来增强对光能的吸收利用，减小叶片厚度、比叶质量等叶片形态特征来适应弱光环境[2-4]。植物在遮阴条件下会表现出叶绿素 a 和叶绿素 b 含量相对增加、较高的光系统Ⅱ（PSⅡ）效率以及较低的 PSⅠ/PSⅡ[4-5]。

植物的光合作用中，PSⅡ在植物的光能吸收和利用方面发挥着重要的作用[6]。外部胁迫环境下会导致 PSⅡ结构和功能发生改变[7]。叶绿素荧光参数能够反映植物 PSⅡ对光能的吸收、传递、利用与分配[8]，是研究植物 PSⅡ对环境适应性的重要手段[4-6]。Duarte 等[9]利用逆境胁迫下荧光参数变化特征对外来入侵植物的生态生理适应性进行评价，发现入侵者会与其他盐生植物进行竞争，从而对沼泽生物多样性产生负面影响。蔡建国等[10]研究报道，适度遮阴能够提高绣球（*Hydrangea macrophylla*）的最大光化学效率（F_v/F_m），降低热耗散比例，在全光照环境下很容易导致 PSⅡ反应中心失活而出现光抑制。周玉霞等[11]通过比较研究 3 种干旱荒漠植物的荧光参数日变化，明确了 3 种植物对不同光强的响应特征，表明光强是影响干旱区植物生长、分布的重要限制因子。因此，叶绿素荧光参数日变化能够准确反映植物对光强变化的适应特征[11]。

通常干旱区荒漠植物遭受环境的多重胁迫（干旱、强光、高温等）。因此，研究极端环境条件下植物对生境的适应性策略具有重要的生态意义。骆驼刺（*Alhagi sparsifolia*）广泛分布于塔克拉玛干沙漠南缘荒漠－绿洲过渡带地区，是过渡带植物群落的优势建群种，在防风固沙维护绿洲生态安全方面发挥着重要作用[12-14]。骆驼刺在荒漠区过渡带、绿洲边缘防护林林冠下都有较大面积的分布，但防护林下骆驼刺分布稀疏，与自然环境中有显著的差异。光环境差异是防护林林冠下和自然生境中骆驼刺生长条件最大的不同。因此，研究防护林荫蔽环境下骆驼刺的形态和生理特征以及 PSⅡ光利用效率的变

① 收稿日期：2019－06－23；　修订日期：2019－08－21
基金项目：新疆优秀青年科技人才项目（2017Q040）；国家自然科学基金项目（41877420）；中国博士后科学基金面上项目（2017M623288）；中国科学院扶贫项目（KFJ－FP－201903）资助
作者简介：岳泽伟（1994－），男，硕士研究生，主要研究方向为植被恢复生态学. E-mail：1031195563@qq.com
通讯作者：李向义. E-mail：lixy@ms.xjb.ac.cn

化,阐明骆驼刺生长发育和叶片光利用效率对遮阴环境的响应和适应特点,对于揭示光环境变化对骆驼刺生长发育的影响以及防护林配置物种的合理选择具有重要的科学意义和实践价值。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本试验在塔克拉玛干沙漠南缘的策勒绿洲-沙漠过渡带进行,试验地点选取新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站附近的典型防护林区,地理位置为(37°02′N,80°73′E)。该地区属于典型的大陆性干旱气候,夏季炎热,干旱少雨。年均降水量仅为34.4 mm,年蒸发量高达2 595.3 mm。年平均气温11.9 ℃,极端最高气温41.9 ℃,极端最低气温-23.9 ℃;平均日照时数2 697.5 h,年太阳总辐射能604.2 kJ·cm^{-2},仅次于青藏高原[14]。土壤以风沙土和棕漠土为主,有机质含量低[15],土壤保水能力差,沙化严重,易形成风沙流[16]。骆驼刺在绿洲-荒漠过渡带广泛分布,是当地的主要建群种,也是策勒绿洲防风固沙的重要屏障[12-13]。

1.2 试验设计和样本采集

选取策勒绿洲-荒漠过渡带防护林下的骆驼刺植株为研究对象,以开阔地带自然光照下的骆驼刺为对照。选择晴朗无云天气,于2016年8月5日,分别在两种不同光照环境下随机选取6株长势良好的骆驼刺,测定骆驼刺叶片的叶绿素荧光,并用带编号的标签条对所测定的叶片进行标记,便于叶绿素荧光日变化的测定。同时每个植株上随机采取一定数量的长势健康叶片,放入密封袋中立即带回实验室,进行叶片厚度、比叶面积、叶绿素含量等测定。最后将骆驼刺植株砍伐带回实验室进行茎、叶、刺的分离烘干以及称重。

1.3 试验方法

1.3.1 光强测定 选择晴朗天气,在2016年8月5日,用LI-250A光照计从08:00—20:00(北京时间,下同)。每2 h测定林下和自然的光照强度(图1)。

1.3.2 叶形态参数测定 从作标记的骆驼刺植株上随机摘取一定量的健康无损叶在低温、遮光条件下带回实验室立即进行测定,随机选取两种光照环境下采集的15枚叶片,使用精度为0.01 mm的游标卡尺实时测量叶片的厚度,测得的厚度除以15得每个叶片的厚度。同时从采集的叶片中分别随机选取10个叶片,利用扫描仪进行叶面积扫描,利用Image pro 6.0软件进行叶面积计算;将扫描后的叶片于105 ℃杀青30 min,于65 ℃烘干至恒重后称重。

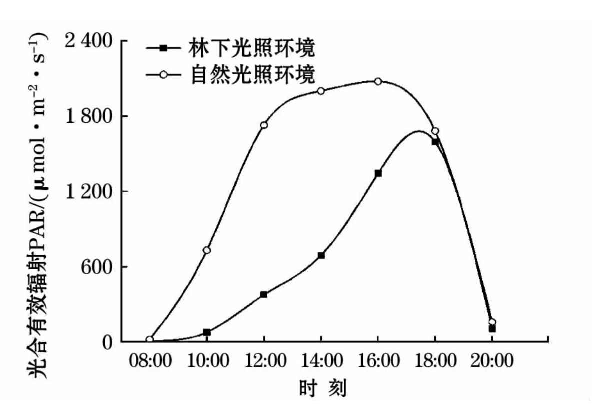


图1 不同光照环境下光合有效辐射的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of photosynthetic active radiation (PAR) in different light environments

比叶面积SLA=叶片面积(cm^2)/叶片干重(g)。

1.3.3 叶干物质含量的测定 从两种光照环境下采集叶片中每株分别随机选取10枚叶片,将叶片放入蒸馏水中浸泡至其恒重,将叶片取出,用滤纸将叶片表面水分吸干后用分析天平称重,得叶片饱和鲜重,然后将叶片于65 ℃烘干至恒重后称重,得叶片干重。

叶干物质含量(LDMC)=叶片干重(mg)/叶片饱和鲜重(g)

1.3.4 地上茎、叶和刺生物量比率测定 将作标记的骆驼刺植株沿地表砍伐,获取地上所有部分,将其带回实验室进行茎、叶、刺的分离,然后将其置于65 ℃的烘箱中烘干至恒重后称重。

茎比率=茎的干重(g)/地上组织总干重(g)×100%

叶比率=叶的干重(g)/地上组织总干重(g)×100%

刺比率=刺的干重(g)/地上组织总干重(g)×100%

1.3.5 叶绿素荧光动力学参数的测定 分别在防护林下和自然光照环境下随机挑选6株长势良好的骆驼刺,每个植株上随机选取健康无损坏的3个叶片,用PEA连续激发式荧光仪(Hansatech Ltd, King's Lynn, Norfolk, UK)对骆驼刺植株叶片进行叶绿素荧光参数测定,自上午08:00—20:00,每隔2 h测定1次。叶片暗适应20 min后,用3 000 μmol·s^{-1}饱和红闪光照射,测得叶绿素荧光动力学曲线及其参数。叶绿素荧光参数参考Strasser等[17]的计算方法。PSⅡ潜在活性:F_v/F_o;PSⅡ最大光化

学效率：$F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$；单位反应中心吸收的能量：$ABS/RC=M_o/V_J/(F_v/F_m)$；单位反应中心捕获的能量：$TR_o/RC=M_o/V_J$；单位反应中心耗散的能量：$DI_o/RC=ABS/RC-TR_o/RC$；单位面积反应中心的数量：$RC/CS_o=(F_v/F_m)\times(V_J/M_o)\times F_o$；上述公式中，荧光各参数值的意义：$F_v$ 为可变荧光；F_m 为最大荧光；F_o 为初始荧光；V_J 为在 J 点的相对可变荧光强度。

1.3.6 叶绿素含量的测定 从进行叶绿素荧光测定的每株植物上采集3～4片健康无损的叶片，将两种光照环境下的叶片混合均匀。将其剪碎后置于25 mL棕色的容量瓶中，加入95%的乙醇溶液定容至25 mL，密闭后震荡若干次，将容量瓶置于黑暗中，每隔12 h震荡1次。大约24 h后，叶片完全呈现为白色，使用752N型分光光度计对其溶液进行吸光度测定[18]。

1.4 数据处理

利用Microsoft Excel 2010对试验数据进行预处理，采用SPSS 20.0统计分析软件对数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA)，不同光照环境下各指标运用最小显著差异法(LSD)进行多重比较分析，使用Origin 9.0作图。所有统计数据均以平均值标准误表示。

2 结果和分析

2.1 不同光照环境下骆驼刺叶形态与地上生物量分配的变化

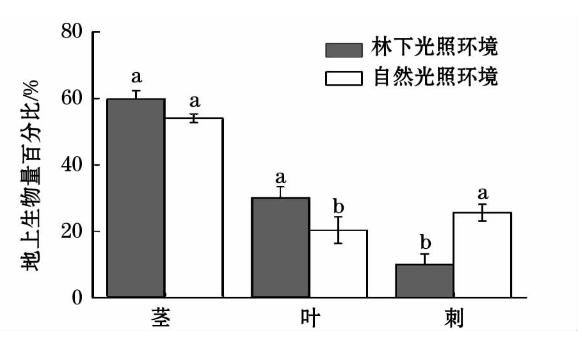
由表1可见，与自然光照环境相比，林下比叶面积增加14.41%($P<0.01$)，而叶片厚度和叶干物质含量分别降低13.66%和14.96%($P<0.01$)。如图2所示，不同光照环境下骆驼刺地上生物量的分配发生明显变化，与自然光照环境相对比，林下叶和

表1 不同光照环境下骆驼刺叶片厚度、比叶面积和叶干物质含量的变化

Tab.1 Changes of leaf thickness specific leaf area and leaf dry matter content of *Alhagi sparsifolia* in different light environments

指标	叶片厚度/mm	比叶面积/(cm²·g⁻¹)	叶干物质含量/(mg·g⁻¹)
自然光照环境	0.60±0.02b	93.17±2.15b	207.99±6.64b
林下光照环境	0.52±0.01a	106.60±2.33a	176.87±6.08a
变化幅度/%	-13.33	14.41	-14.96

注：同行不同字母表示差异极显著($P<0.01$)。下同。



注：不同小写字母表示不同光照环境间差异显著($P<0.05$)。

图2 不同光照环境下骆驼刺地上不同器官生物量分配

Fig.2 Aboveground biomass allocation of different organs of *Alhagi sparsifolia* in different light environments

茎所占的比例增加，分别增加了48.19%和10.82%，同化枝(以下简称刺)所占比例减少61.12%。

2.2 不同光照环境下骆驼刺叶片叶绿素含量的变化

如表2所示，与自然光照环境相对比，林荫下骆驼刺叶片的叶绿素a和叶绿素b含量都有较大幅度上升，分别增加52.28%和96.44%($P<0.01$)。叶绿素含量增加64.36%($P<0.01$)。而叶绿素a/b的比值减小24.28%($P<0.01$)。

表2 不同光照环境下骆驼刺叶片叶绿素含量变化

Tab.2 Changes of chlorophyll content of *Alhagi sparsifolia* in different light environments

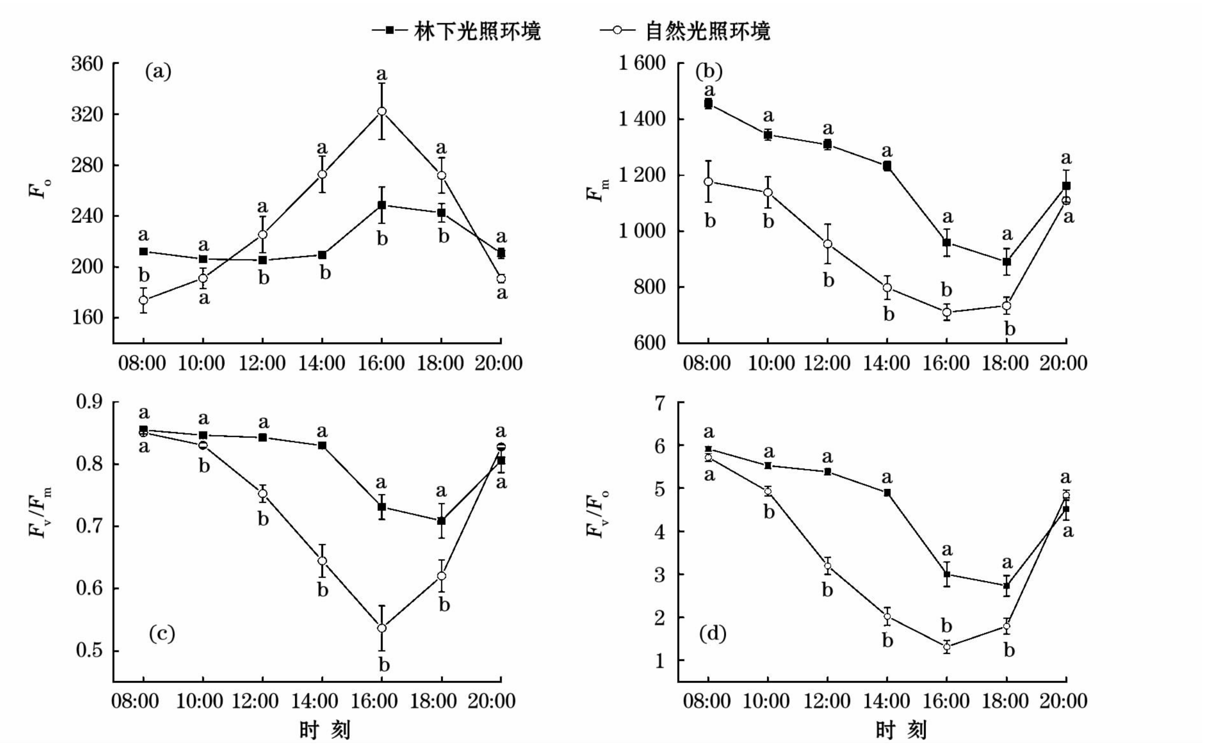
指标	叶绿素a含量/(mg·g⁻¹)	叶绿素b含量/(mg·g⁻¹)	总叶绿素含量/(mg·g⁻¹)	叶绿素a/b
自然光照环境	0.75±0.08b	0.26±0.09b	1.01±0.12b	2.92±0.15a
林下光照环境	1.14±0.01a	0.52±0.03a	1.66±0.04a	2.21±0.09b
变化幅度/%	52.00	100.00	64.36	-24.32

2.3 不同光照环境下骆驼刺PSⅡ原初光化学效率和 F_o 等参数的变化

从图3可以看出，自然光照环境下的 F_o 日变化呈现先升后降的趋势，且 F_o 在16:00达到了最大值，后逐渐降低，在20:00基本恢复到清晨水平。林荫下的 F_o 在14:00之前无明显变化，之后表现出先增加后降低的趋势。在08:00—18:00，林荫下的 F_m、F_v/F_o 值和 F_v/F_m 值大于自然光照下的 F_m、F_v/F_o 值和 F_v/F_m 值，且呈逐渐降低的趋势，两种光照环境下的 F_v/F_m 在16:00达到最低值，后升高，可能是植物生长在强光生境下，对保持自身水分平衡方面进行调节的结果。

2.4 不同光照环境下 PSⅡ反应中心能量流动分配的变化

在自然光照环境下,PSⅡ单位反应中心吸收的能量(*ABS/RC*)、捕获的能量(TR_o/RC)和耗散的能量(DI_o/RC)呈现出先增高后降低的趋势;林荫下的 *ABS/RC*、TR_o/RC、DI_o/RC 在 14:00 之前无明显变化。自然光照环境下的 *ABS/RC*、TR_o/RC 和 DI_o/RC 大于林下环境,而 RC/CS_o 小于林下环境(图 4)。



注:不同小写字母表示同一时间不同光照环境下两者差异显著($P<0.05$)。下同。

图 3 不同光照环境下骆驼刺的 PSⅡ原初光化学效率和初始荧光等参数的日变化

Fig. 3 Diurnal variations of chlorophyll fluorescence parameters of *Alhagi sparsifolia* in in different light environments

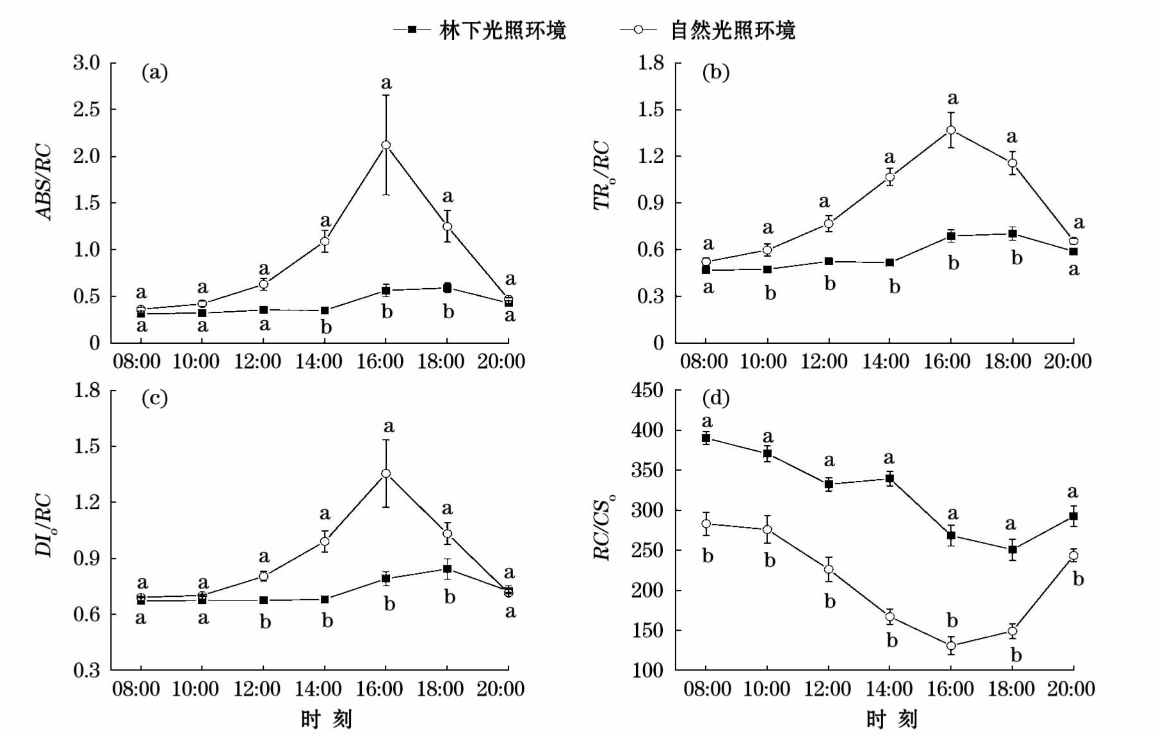


图 4 不同光照环境下骆驼刺 PSⅡ反应中心能量流动分配的日变化

Fig. 4 Diurnal variations of energy flow distribute in PSⅡ reaction center of *Alhagi sparsifolia* in different light environments

3 讨 论

3.1 光照环境对骆驼刺叶形态和生物量分配的影响

植物叶片性状与植物光合能力和资源利用策略密切相关,影响植物的生长发育[19]。比叶面积能够有效反映植物对环境的适应,比叶面积较低的植物能更好地适应干旱和资源贫瘠的生存环境[20]。本研究中,林下骆驼刺的 SLA 高于自然光照条件下的骆驼刺 SLA(表 1)。林下光照强度的降低,导致骆驼刺 SLA 的升高,而高 SLA 比低 SLA 植物叶片具有更高的光利用效率[21]。自然光照条件下的骆驼刺则通过降低 SLA 来适应干旱及高光的环境。叶干物质含量(LDMC)可以反映植物生态行为的差异,也能够反映植物体获取资源以及养分元素的保有能力,胁迫环境下植物的 LDMC 往往比较高[22]。本研究中,自然光照条件下骆驼刺 LDMC 高于林下骆驼刺,表明自然光照下的骆驼刺通过更小、更厚的叶片以及更多的叶片干物质含量来适应干旱、强光的环境。

生物量分配是植物对环境长期适应的结果,与植物的发育阶段、生长环境以及环境的胁迫等密切相关,并对植物的生长和繁殖有重要的作用[23-25]。本研究表明,林下骆驼刺叶片的生物量显著高于自然光照条件下骆驼刺叶片的生物量。与自然光照条件相比,林下环境光照强度小,蒸发量小,因此,骆驼刺将更多的生物量分配于叶片,以增加光合面积,从而增强对光能的利用。自然光照条件下骆驼刺的刺占地上生物量的比值远高于林下环境。刺不仅可以对自身进行保护,而且可以进行光合作用,且由于其形态的特异性,刺的水分蒸发量远远小于叶。在不同光照环境下,骆驼刺的地上生物量进行重新分配,进而降低环境胁迫对植物的损害,提高环境资源、特别是光的利用效率。

3.2 光照环境对骆驼刺色素含量及光系统Ⅱ参数的影响

叶绿素在植物的光能吸收、传递和和转化的过程中极为重要。叶绿素含量的高低和叶绿素 a/b 值的变化在很大程度上反映了叶片的光合能力和光利用效率[26]。叶绿素 a 和叶绿素 b 含量在不同逆境胁迫下,会发生不同的变化[4,26-27]。本研究中,随着林下光照强度的减弱,骆驼刺叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 含量均上升,而叶绿素 a/b 比值减小。这可能是由于弱光下的植物通常会通过增加叶绿素含量来捕获更多的光能,叶绿素 a 和叶绿素 b 含量的升高和比值的变化,增加了叶片的光能吸收,一定程度上弥补了因光照强度低而引起的光合速率的下降,增强了植物对光能的利用。本研究结果和孙晓方等[4]对加拿大一枝黄花叶片光强下叶绿素变化的研究结果一致。

叶绿素荧光参数能够灵敏地反映植物的 PSⅡ与环境的关系以及植物在光合过程中光能的利用情况[10]。本研究中,自然光照条件下骆驼刺在 16:00 前 F_o 随着光照强度呈现先升后降趋势,可能是在强光高温下叶片发生了严重的光抑制,但在 16:00 之后 F_o 逐渐降低恢复到清晨(08:00)水平,这可能是由于植物叶片热耗散增强,植物用过剩光能保护光合器官免受强光破坏[11],表明自然环境中强光只是造成骆驼刺 PSⅡ反应中心的可逆性失活,而非不可逆的破坏。林下环境的 F_v/F_o 和 F_v/F_m 大于自然环境,表明提高 PSⅡ反应中心开放比例和 PSⅡ原初光能转化效率,是骆驼刺对弱光环境的适应。ABS/RC、TR_o/RC、DI_o/RC、RC/CS_o 和参数值发生改变,可以确切地反映植物体光系统对光能的吸收、转化和耗散情况[8]。本研究表明,高温强光会导致骆驼刺叶片单位面积反应中心耗散的光能增加,促使剩余的有活性的反应中心效率提高[28];而林下骆驼刺通过提高剩余反应中心的效率来弥补光能吸收的不足,提高 PSⅡ反应中心对能量的转化和利用。以上表明骆驼刺通过叶绿素含量的高低和叶绿素 a/b 值的变化以及调节 PSⅡ的结构和功能来适应光照环境的变化。

4 结 论

策勒绿洲-荒漠过渡带边缘防护林给林下的骆驼刺造成了一定的荫蔽环境,为适应新的生境,骆驼刺的叶片形态及地上生物量分配发生了变化。林荫环境下骆驼刺叶片厚度减小,比叶面积增加,叶干物质含量降低,叶片占比增加而刺的占比减少。但自然光照环境下,骆驼刺的比叶质量,叶干物质含量,刺、叶片占比都显著增加。林荫环境下骆驼刺叶片的叶绿素含量升高,PSⅡ的单位面积反应中心数增加等,对光能利用效率的增强以及自然光照下 PSⅡ失活后的修复,表明叶形态和生物量的分配不同以及光系统Ⅱ光能利用效率的变化是骆驼刺环境适应

光环境变化的重要途径。由于骆驼刺较强的光适应特点,在绿洲－荒漠过渡带防护林下可以适当配置骆驼刺,以丰富防护带物种组成和结构配置,增强防护体系防风固沙能力,进而更好地提供可利用的植物资源。

参考文献(References):

[1] Lichtenthaler H K, Buschmann C, M Döll, et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves[J]. Photosynthesis Research, 1981, 2(2): 115－141.

[2] 汪越,刘楠,任海,等. 紫背天葵(*Begonia fimbristipula* Hance)叶片形态和生理生态特征对不同光强的响应[J]. 生态环境学报, 2015, 24(6): 957－964. [Wang Yue, Liu Nan, Ren Hai, et al. Responses of leaf morphological and physiological characteristics of *Begonia fimbristipula* Hance to light intensity[J]. Ecology and Environment Sciences, 2015, 24(6): 957－964.]

[3] 马天光,李向义,林丽莎,等. 遮阴对骆驼刺叶性状和水分生理的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(23): 8466－8474. [Ma Tianguang, Li Xiangyi, Lin Lisha, et al. The effects of shade on leaf traits and water physiological characteristics in *Alhagi sparsifolia*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(23): 8466－8474.]

[4] 孙晓方,何家庆,黄训端,等. 不同光强对加拿大一枝黄花生长和叶绿素荧光的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28(4): 752－758. [Sun Xiaofang, He Jiaqing, Huang Xunduan, et al. Growth characters and chlorphy Ⅱ fluorescence of goldenrod (*Solidago canadensis*) in different light intensities[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2008, 28(4): 752－758.]

[5] Wu C W, Ke T S, Chang Y J, et al. Chlorophyll fluorescence and leaf-Air temperature difference as potential shade-tolerance indexes of ornamental plants[J]. Journal of Computational & Theoretical Nanoscience, 2013, 19(10): 3063－3066.

[6] 伍一宁,钟海秀,王继丰,等. 三江平原湿地小叶章叶片叶绿素荧光特性对水分梯度的响应[J]. 草业科学, 2019, 36(1): 132－141. [Wu Yining, Zhong Haixiu, Wang Jifeng, et al. Response of chorophyll fluorescence characteristics to a water gradient in the leaves of *Deyeuxia angustifoli* from wetland in Sanjiang Plain[J]. Pratacultural Science, 2019, 36(1): 132－141.]

[7] Weng J H, Chien C T, Chen C W, et al. Effects of osmotic- and high-light stresses on PSII efficiency of attached and detached leaves of three tree species adapted to different water regimes[J]. Photosynthetica, 2011, 49(4): 555－563.

[8] Stirbet A, Govindjee. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology, 2011, 104(1－2): 236－257.

[9] Duarte B, Santos D, Marques J C, et al. Ecophysiological constraints of two invasive plant species under a saline gradient: Halophytes versus glycophytes[J]. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2015, 167: 154－165.

[10] 蔡建国,韦孟琪,章毅,等. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物生态学报, 2017, 41(5): 570－576. [Cai Jianguo, Wei Mengqi, Zhang Yi, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophy Ⅱ fluorescence parameters in leaves of *Hydrangea macrophylla*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(5): 570－576.]

[11] 周玉霞,巨天珍,王引弟,等. 3 种旱生植物的叶绿素荧光参数日变化研究[J]. 干旱区资源与环境, 2019, 33(5): 164－170. [Zhou Yuxia, Ju Tianzhen, Wang Yindi, et al. Diurnal variation of chorophyll fluorescence parameters of three xerophytes[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2019, 33(5): 164－170.]

[12] 曾凡江,张希明,李小明. 骆驼刺植被及其资源保护与开发的意义[J]. 干旱区地理, 2002, 24(3): 286－288. [Zeng Fanjiang, Zhang Ximing, Li Xiaoming. Study of the characteristics of *Alhagi sparsifolia* and its impact on resource protection and development[J]. Arid Land Geography, 2002, 24(3): 286－288.]

[13] 王雪芹,胡永锋,杨东亮,等. 绿洲－沙漠过渡带骆驼刺群落的防风阻沙作用[J]. 干旱区地理, 2011, 34(6): 919－925. [Wang Xueqin, Hu Yongfeng, Yang Dongliang, et al. Effect of *Alhagi sparsifolia* community on wind block and drift sand control in the oasis-desert ecotone[J]. Arid Land Geography, 2011, 34(6): 919－925.]

[14] 唐钢梁,李向义,林丽莎,等. 骆驼刺在不同遮阴下的水分状况变化及其生理响应[J]. 植物生态学报, 2013, 37(4): 354－364. [Tang Gangliang, Li Xiangyi, Lin Lisha, et al. Change of different shading on moisture conditions and the physiological response in *Alhagi sparsifolia*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(4): 354－364.]

[15] 钱亦兵,张希明,李晓明. 塔克拉玛干沙漠南缘绿洲沙物质粒度特征[J]. 中国沙漠, 1995, 15(2): 131－135. [Qian Yibing, Zhang Ximing, Li Xiaoming. A study on grain-size features of sand material of the oases in the southern margin of the Taklamakan Desert[J]. Journal of Desert Research, 1995, 15(2): 131－135.]

[16] Bruelheide H, Vonlanthen B, Jandt U, et al. Life on the edge-to which degree does phreatic water sustain vegetation in the periphery of the Taklamakan Desert[J]. Applied Vegetation Science, 2009, 13(1): 56－71.

[17] Strasser R J, Srivastava A, Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[J]. Probing Photosynthesis Mechanisms Regulation and Adaptation, 2000: 445－483.

[18] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版, 2000. [Li Hesheng. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.]

[19] Vendramini F, Sandra DÃaz, Gurvich D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. New Phytologist, 2002, 154(1): 147－157.

[20] Steane D A, Mclean E H, Potts B M, et al. Evidence for adaptation and acclimation in a widespread eucalypt of semi-arid Australia[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2017, 121(3): 484－500.

[21] Poorter H, Werf V D A. Is inherent variation in RGR determined by

LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species[C]//Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences. Leiden: Backhuys,1998:309 – 336.

[22] 李玉霖,崔建垣,苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. 生态学报,2005,25(2):304 – 311. [Li Yulin,Cui Jianyuan,Su Yongzhong. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats[J]. Acta Ecologica Sinica,2005,25(2):304 – 311.]

[23] Eziz A,Yan Z,Tian D,et al. Drought effect on plant biomass allocation:A meta-analysis[J]. Ecology and Evolution,2017,7(24): 11002 – 11010.

[24] Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems, With 47 Tables[M]. Springer Science & Business Media,2003.

[25] Mason C M,Goolsby E W,Davis K E,et al. Importance of whole-plant biomass allocation and reproductive timing to habitat differentiation across the North American sunflowers[J]. Annals of Botany,2017,119(7):1131 – 1142.

[26] 徐正茹,张建旗,王梅,等. 干旱胁迫对9种野生观赏草本植物生长及生理特性的影响[J]. 草业科学,2018,35(12):2865 – 2871. [Xu Zhengru, Zhang Jianqi, Wang Mei, et al. Effect of drought stress on the growth and physiological characteristics of nine species of wild ornamental plants in Lanzhou[J]. Prataculturral Science,2018,35(12):2865 – 2871.]

[27] 吴建慧,李雪,王玲. 2种委陵菜叶片结构和生理指标对干旱胁迫的生理响应[J]. 草地学报,2015,23(1):125 – 129. [Wu Jianhui,Li Xue,Wang Ling. The physiological response of anatomical structures and physiological indexes of two *Potentilla* species to drought stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2015, 23(1): 125 – 129.]

[28] Ptushenko V V,Ptushenko O S,Samoilova O P,et al. Analysis of photoprotection and apparent non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in Tradescantia leaves based on the rate of irradiance-induced changes in optical transparence[J]. Biochemistry(Moscow),2017,82(1):67 – 74.

Responses of leaf morphology and fluorescence parameters of *Alhagi sparsifolia* in different light environments

YUE Ze-wei[1,2,3], LI Cheng-dao[1,2,3], LI Lei[1,2,3], LI Xiang-yi[1,2,3], LIN Li-sha[1,2,3]

(1. *State Key laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Science, Urumqi* 830011, *Xinjiang, China*;
2. *Cele National Station of Observation and Research for Desert Grassland Ecosystems, Cele* 848300, *Xinjiang, China*;
3. *University of Chinese Academy of Science, Beijng* 100049, *China*)

Abstract: Characterizing the ecophysiological traits of the desert species *Alhagi sparsifolia* in response to different growth light environments through aboveground biomass allocation, leaf morphology, leaf chlorophyll content, and leaf chlorophyll rapid fluorescence kinetics was conducted at the southern rim of the Taklimakan Desert. *A. sparsifolia* plants grown in forest protection systems (understory plants) and those under full sunlight conditions (sunlight plants) were sampled to make comparisons. Our results indicated that compared to sunlight plants, understory plants showed relatively higher specific leaf area (SLA), lower leaf thickness, lower dry matter content, an increasing leaf mass ratio (LMR), and a decreasing assimilation branch mass ratio (ABMR). Understory plants also had profoundly high chlorophyll a (Chl a) and b (Chl b) contents and a reduced ratio of Chl a to Chl b (Chl a/b). In addition, leaf fluorescence kinetics traits, such as the maximum relative fluorescence (F_m), the potential activity of photosystem II (PSII, F_v/F_o), the maximum photochemical efficiency of PSⅡ (F_v/F_m) and amounts of active reaction centers per cross-section (RC/CS_o) were substantially enhanced in understory plants while, declines in absorption flux per reaction center (ABS/RC), the maximal trapping flux per reaction center (TR_o/RC), and flux of dissipated excitation energy per reaction center (DI_o/RC) were observed. Besides the morphological adaptations of *A. sparsifolia* to a shading environment, as observed in the biomass allocation and SLA, shading acclimation through positive changes of physiological traits, such as lower (Chl a/b) and the improvement of F_v/F_m and RC/CS_o was crucial to improving light use efficiency. Concurrently adjusting morphological and physiological traits to effectively utilize light resources was the main growth strategy for the desert plant *A. sparsifolia* grown in a low light environment.

Key words: *Alhagi sparsifolia*; chlorophyll fluorescence; leaf morphography; light environment; wind-blown sand control; Cele; Xinjiang